12 月 December
2019, 62(12): 1392 - 1399
昆 虫 学 报
ACTA ENTOMOLOGICA SINICA
http://www.insect.org.cn
doi: 10.16380/j.kcxb.2019.12.005

# 取食感染大麦黄矮病毒的小麦后介体麦长管蚜和非介体禾谷缢管蚜体内抗氧化酶和解毒酶活性的变化

仝则乾[#], 孟琳钦[#], 苏 丹, 张 弛, 胡祖庆[*]

(西北农林科技大学植物保护学院, 旱区作物逆境生物学国家重点实验室, 陕西杨凌 712100)

**摘要:**【目的】小麦黄矮病[病原为大麦黄矮病毒(barley yellow dwarf virus, BYDV)]是危害小麦生产的主要病害之一,GAV 是 BYDV 在我国的主流株系,且其在田间与介体麦长管蚜 *Sitobion avenae* 和非介体禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi* 同时发生,对小麦产量造成严重影响。本研究旨在探究大麦黄矮病毒胁迫下介体和非介体蚜虫体内重要保护酶和解毒酶活性变化规律,为揭示病毒-蚜虫互作生理生化机理提供参考。【方法】利用生化方法测定取食健康小麦(空白对照组),取食前期经无毒麦二叉蚜 *Schizaphis graminum* 3 龄若蚜为害 72 h 的小麦(条件对照组)及取食前期经携带 BYDV-GAV 麦二叉蚜 3 龄若蚜为害 72 h 的小麦(处理组)7 d 后,介体麦长管蚜与非介体禾谷缢管蚜成蚜体内过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)等重要保护酶及乙酰胆碱酯酶(AchE)、酸性磷酸酶(ACP)和碱性磷酸酶(AKP)等重要解毒酶活性变化。【结果】取食前期经 BYDV-GAV 感染的麦二叉蚜 3 龄若蚜为害的小麦 7 d 后,介体麦长管蚜成蚜体内 POD, SOD 和 AKP 活性比空白对照组显著上升,但与条件对照组相比无显著差异;且条件对照组比空白对照组显著上升。取食经 BYDV-GAV 感染的麦二叉蚜 3 龄若蚜为害的小麦 7 d 后,非介体禾谷缢管蚜成蚜体内 SOD,AKP 和 AchE 活性比空白对照组显著下降,ACP 活性显著上升,但与条件对照组相比仅 ACP 活性显著上升;且条件对照组禾谷缢管蚜体内 AKP 和 AchE 比空白对照组显著下降,ACP 活性显著上升。【结论】取食感染 BYDV-GAV 小麦后介体麦长管蚜成蚜体内 POD, SOD 和 AKP 酶活性升高是前期蚜虫的为害造成,与 BYDV-GAV 无关;非介体禾谷缢管蚜成蚜体内 AKP 和 AchE 酶活性下降是前期蚜虫为害引起,SOD 酶活性下降是前期蚜虫为害和 BYDV-GAV 的综合作用,而 BYDV-GAV 和前期蚜虫为害均能使禾谷缢管蚜体内 ACP 酶活性上升。

**关键词:** 麦长管蚜; 禾谷缢管蚜; 大麦黄矮病; 介体; 非介体; 保护酶; 解毒酶

**中图分类号:** Q965.8　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 0454-6296(2019)12-1392-08

## Changes in the activities of antioxidant enzymes and detoxification enzymes in vector aphid *Sitobion avenae* (Homoptera: Aphididae) and non-vector aphid *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) feeding on wheat plants infected with *Barley yellow dwarf virus*

TONG Ze-Qian[#], MENG Lin-Qin[#], SU Dan, ZHANG Chi, HU Zu-Qing[*] (State Key Laboratory of Crop Stress Biology in Arid Areas, College of Plant Protection, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi

---

基金项目: 国家自然科学基金项目(31401735); 中央高校基本科研业务费专项资金(2452017060)
作者简介: 仝则乾, 女, 1996 年 7 月生, 内蒙古赤峰人, 硕士研究生, 研究方向为昆虫生态学, E-mail: tongzeqian@nwafu.edu.cn; 孟琳钦, 男, 1991 年 10 月生, 西安人, 硕士研究生, 研究方向为昆虫生态学, E-mail: meng.linqin@qq.com
[#]共同第一作者 Authors with equal contribution
[*]通讯作者 Corresponding author, E-mail: huzuqing@nwsuaf.edu.cn
收稿日期 Received: 2019-06-19; 接受日期 Accepted: 2019-10-21

712100, China)

**Abstract**: 【Aim】Yellow dwarf disease caused by barley yellow dwarf virus (BYDV) is one of the most important plant diseases that affects the production of wheat in China. GAV is the major strain of BYDV in China. Based on field investigation, BYDV-GAV, vector *Sitobion avenae* and non-vector *Rhopalosiphum padi* often occur together, which may cause serious losses to wheat yield. This study aims to investigate the activities of antioxidant enzymes and detoxification enzymes in both vector and non-vector aphids exposed to BYDV, so as to provide a reference for revealing the physiological and biochemical mechanisms of virus-aphid interaction. 【Methods】The activities of antioxidant enzymes including peroxidase (POD), superoxide dismutase (SOD) and catalase (CAT), and detoxification enzymes including acyl carrier protein (ACP), alkaline phosphatase (AKP) and acetyl cholinesterase (AchE), in *S. avenae* and *R. padi* adults fed on healthy wheat plants (the blank control group), wheat plants harmed by the 3rd instar nymphs of avirulent *Schizaphis graminum* for 72 h (the conditional control group) and wheat plants infected with BYDV-GAV (transmitted by the 3rd instar nymphs of *S. graminum* infected with BYDV-GAV for 72 h) (the treatment group) for 7 d were measured by biochemical method. 【Results】The activities of POD, SOD and AKP in *S. avenae* adults fed on wheat plants infected with BYDV-GAV for 7 d were significantly increased as compared with those in the blank control group, but showed no significant difference from those in the conditional control group. And the activities of the above enzymes in *S. avenae* adults in the conditional control group were significantly higher than those in the blank control group. The activities of SOD, AKP and AchE in *R. padi* adults fed on wheat plants infected with BYDV-GAV for 7 d were significantly decreased, while the ACP activity was significantly increased as compared with those in the blank control group. And only the ACP activity in the treatment group was significantly increased as compared with that in the conditional control group. The activities of AKP and AchE in *R. padi* adults in the conditional control group were significantly lower than those in the blank control group, while the ACP activity in the conditional control group was significantly higher than that in the blank control group. 【Conclusion】After feeding on wheat plants infected with BYDV-GAV, the increase of the activities of POD, SOD and AKP in vector aphid *S. avenae* adults is caused by previous aphid infestation, and has no relationship with BYDV-GAV. After feeding on wheat plants infected with BYDV-GAV, the decrease of the AKP and AchE activities in non-vector aphid *R. padi* adults is caused by previous aphid infestation, and the decrease of SOD activity is caused by the comprehensive effect of previous aphid infestation and BYDV-GAV, while BYDV-GAV and previous aphid infestation can increase the ACP activity.

**Key words**: *Sitobion avenae*; *Rhopalosiphum padi*; *Barley yellow dwarf virus*; vector; non-vector; antioxidant enzyme; detoxification enzymes

植物病毒、寄主植物与昆虫三者之间存在明显的互作关系。植物病毒侵染植物后会影响植物内部的生理代谢，从而影响昆虫的取食、生长发育及繁殖(Quiroz *et al.*, 1991; Alvarez *et al.*, 2007)。在介体昆虫方面，Araya 和 Foster(1987)发现蚜虫在取食感染大麦黄矮病毒(barley yellow dwarf virus, BYDV)的小麦后比取食健康小麦的繁殖力更高；Quiroz 等(1991)发现蚜虫在取食感染 BYDV 病毒的植株后比取食健康植株发育得更好；Alvarez 等(2007)研究表明感染马铃薯叶卷病毒(potato leaf-roll virus, PLRV)的马铃薯植株其成熟叶片更吸引蚜虫取食。当然，也有不利影响，例如 Jiménez- Martínez 和 Bosque-Pérez(2009)发现蚜虫在取食感染大麦条纹花叶病毒(barley stripe mosaic virus, BSMV)的转基因小麦后与取食健株相比其繁殖期更长，成虫寿命更短，有翅蚜的占比更高。

同时由于植物病毒在田间也会与非介体昆虫同时发生，其对非介体昆虫的生长发育和繁殖也有着重要的影响。前人研究表明，非介体褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 取食感染黑条矮缩病毒(rice

black-streaked dwarf virus, RBSDV)水稻后其若虫存活率及卵孵化率明显提高(Xu *et al*., 2014);另一非介体白背飞虱 *Sogatella furcifera* 取食感染 RBSDV 病株后成虫寿命及卵期明显缩短(He *et al*., 2012)。由此可见,RBSDV 的侵染更利于非介体飞虱的生存和繁殖,增强了非介体飞虱生态适应性。Hu 等(2013)研究结果也显示非介体麦长管蚜 *Sitobion avenae* 取食感染谷类黄矮病毒(cereal yellow dwarf virus, CYDV)的大麦后对其取食行为有促进作用。但目前上述植物病毒对其相应介体和非介体昆虫适合度影响的生理生化机制还尚未明确。

昆虫在与植物病毒长期的进化及互作过程中,也具备调节自身反应的能力以对抗不利环境。昆虫体内的保护酶和解毒酶在维持昆虫内环境活性氧平衡及生理生化代谢平衡方面具有重要作用(Lozinskaya *et al*., 2004)。保护酶主要包括过氧化物酶(peroxidase, POD)、超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)及过氧化氢酶(catalase, CAT)。SOD 可以清除体内自由基,使自由基维持在较低水平,防止昆虫受自由基毒害,但是该过程会产生过氧化氢,因此还需 POD 和 CAT 分解过氧化氢,所以体内活性氧和自由基的平衡是 3 种酶相互协调、共同作用的结果(李周直等, 1994)。解毒酶主要有乙酰胆碱酯酶(acetyl cholinesterase, AchE)、酸性磷酸酶(acyl carrier protein, ACP)和碱性磷酸酶(alkaline phosphatase, AKP)。解毒酶主要参与外源毒物的初生代谢(水解、氧化、还原等酶促反应)和次级代谢(共轭反应)过程,将其排出体外,维持体内正常生理平衡(马燕, 2010)。陈晨等(2016)研究了非介体褐飞虱和介体白背飞虱在感染南方水稻黑条矮缩病毒(southern rice black-streaked dwarf virus, SRBSDV)的水稻上取食不同时间后其介体与非介体内保护酶活性的变化,结果表明取食带毒水稻后,其介体和非介体的成虫及若虫体内 SOD, CAT 和 POD 的活性皆随时间延长而增加,且取食时间相同时,对非介体褐飞虱的影响小于介体白背飞虱;曹增等(2015)在介体 B 型烟粉虱 *Bemisia tabaci* 取食感染番茄黄化曲叶病毒(tomato yellow leaf curl virus, TYLCV)的番茄后 72 h 及 30 d 分别测定其谷胱甘肽 S-转移酶(GSTs)、羧酸酯酶(CarE)及 POD, SOD 和 CAT 的活性,发现其体内这两种解毒酶在取食带毒番茄72 h后活性不同程度升高,但在 30 d 后活性下降;而三大保护酶则在取食 72 h 及 30 d 后酶活性持续显著上升。何晓婵等(2011)研究发现非介体白背飞虱取食感染 RBSDV 后其体内保护酶及解毒酶活性均显著上升。但上述实验获得感染植物病毒的植株时,在前期都需要昆虫取食进行传毒,由于未设置无毒昆虫前期取食组作为条件对照组,因此无法真正厘清是植物病毒的影响还是前期昆虫自身取食行为的影响,应进行进一步的深入研究。

由大麦黄矮病毒 BYDV 引起的小麦黄矮病严重影响了小麦产量,给小麦生产造成了严重损失,在我国其主流株系为 GAV(王鸣岐等, 1984; 周广和等, 1987)。此外,麦长管蚜 *Sitobion avenae* 和禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi* 是我国为害小麦最主要的蚜虫,在田间与大麦黄矮病同时发生,不仅可以直接刺吸植物汁液为害小麦,且麦长管蚜可以传播大麦黄矮病毒的 GAV 株系(王锡锋和周广和, 2003)。因此,本研究以 BYDV-GAV 的介体麦长管蚜和非介体禾谷缢管蚜为研究对象,以取食健康小麦作为空白对照组,以取食在前期受到无毒蚜虫为害的小麦作为条件对照组,以取食经感染 BYDV-GAV 麦二叉蚜为害确定感染病毒的小麦作为处理组,通过测定两种蚜虫体内的重要保护酶与解毒酶活性的变化,来揭示 BYDV-GAV 对介体、非介体蚜虫影响的生理生化机制,为完善病毒与昆虫互作的内在机制及防治 BYDV 与蚜虫提供基础参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料与仪器

**1.1.1** 供试小麦:小麦品种为矮抗 58(由陕西省作物杂种优势研究与利用重点实验室提供),用顶端带有纱网的透明塑料笼罩罩住花盆放在人工气候箱(设置温度 25℃、相对湿度 60%、光周期 14L∶10D)中培育至一心一叶期备用。

**1.1.2** 供试毒源:在西北农林科技大学北校区实验场的感染大麦黄矮病毒并显症小麦上采集麦二叉蚜,进行 RT-PCR 鉴定确保麦二叉蚜体内仅含有 GAV 株系(BYDV-GAV 引物为: GAV-F: 5′-ATGAATTCAGTAGGCCGTAGAAAT-3′; GAV-R: 5′-CTATTTGGGAGTCATGTTGGCAAC-3′。BYDV-PAV 引物为: PAV-F: 5′-GTACAAGGCAAATGGCACGAC-3′; PAV-R: 5′-GTTCTGCCTGTTTCCCAGCAT-3′。BYDV-GPV 引物为: GPV-F: 5′-ATGAGTACGGTCGCCCTTAGAA-3′; GPV-R: 5′-TTCGTCAAGCGTAACTGT-3′)(刘双清, 2008),放入上述人工培养箱小麦中长期饲养。蚜虫和植物每隔 2 ~ 3 代进行一次 BYDV 株系

检测，保证仅含 GAV 株系。

**1.1.3** 供试虫源：无毒麦长管蚜、无毒禾谷缢管蚜、无毒麦二叉蚜均采自北校区麦田，在同上培养箱内培养 10 代以上，形成单克隆株系，并通过 RT-PCR 鉴定，保证其体内不含 BYDV 任何株系。将无毒麦二叉蚜饲养在上述携带 BYDV-GAV 小麦上，从而获得与无毒麦二叉蚜遗传背景一致的有毒麦二叉蚜。

**1.1.4** 试剂及仪器：过氧化物酶（peroxidase, POD）、超氧化物歧化酶（superoxide dismutase, SOD）、过氧化氢酶（catalase, CAT）、酸性磷酸酶（acid phosphatase, ACP）、碱性磷酸酶（alkaline phosphatase, AKP）、乙酰胆碱酯酶（acetyl cholinesterase, AchE）测试盒，南京建成生物工程研究所；Infinite M200 全波长酶标仪，瑞士 Tecan 公司；BIC-300 人工气候箱，上海博迅实业有限公司医疗设备厂。

### 1.2 试虫处理

用直径 9 cm 高 8 cm 的花盆种植小麦种子（每盆种植 4 ~ 5 粒），用顶端带有纱网的透明塑料笼罩罩住，放入人工气候箱内培养。小麦培养至一心一叶期后，每盆保留 3 株。以每株接入 5 头携带 BYDV-GAV 株系麦二叉蚜 3 龄若蚜作为处理组，以每株接入 5 头无毒麦二叉蚜 3 龄若蚜作为条件对照组，以不接蚜虫的小麦作为空白对照组。处理 72 h 后，剔除前期所接蚜虫，每株接入 10 头 24 h 内初生的无毒麦长管蚜/无毒禾谷缢管蚜，7 d 后，收集 30 头成蚜到 1.5 mL 离心管内，速冻于液氮后 −80℃保存。收集处理组花盆中的 3 株小麦进行 RT-PCR 鉴定，确保 3 株小麦均含有 BYDV-GAV 后，将处理组所收集成蚜进行酶活性测定。条件对照组和空白对照组中的小麦亦进行同样操作，确保小麦体内不感染病毒后，分别测定条件对照组及空白对照组所收集蚜虫活性。每个处理重复 3 次。

### 1.3 酶原液制备及酶活性测定

蚜虫酶原液制备：将待测蚜虫从 −80℃冰箱取出称重，按 1∶9（m/v）的比例加入无菌 0.9% 生理盐水，冰浴研磨，研磨成匀浆液后 4℃ 2 500 r/min 离心 10 min，上清即为酶原液。

酶活性测定：按照南京建成酶活试剂盒说明书进行。酶活性计算公式详见试剂盒说明书，酶活力单位为 U/mg pro。

### 1.4 数据分析

采用 SPSS 21.0 软件对试验数据进行单因素方差分析，运用 Tukey 氏法进行处理间差异显著性检验（$P < 0.05$），利用 SigmaPlot 10.0 软件作图。

## 2 结果

### 2.1 BYDV 对介体麦长管蚜体内保护酶活性影响

与取食健康植物（空白对照组）相比，取食经 BYDV-GAV 感染的麦二叉蚜 3 龄若蚜为害的小麦植株（处理组）7 d 后麦长管蚜成蚜体内 POD 活性显著上升（$P = 0.024$），上升幅度为 49.83%，但与取食前期经无毒麦二叉蚜 3 龄若蚜为害的小麦植株（条件对照组）相比无显著差异（$P > 0.05$）；且条件对照组与空白对照组相比麦长管蚜成蚜体内 POD 活性显著上升（$P = 0.004$），上升幅度为 73.24%，说明 POD 活性上升是前期蚜虫取食的结果，与 BYDV-GAV 无关（图 1：A）。取食经 BYDV-GAV 感染的麦二叉蚜 3 龄若蚜为害的小麦植株 7 d 后，麦长管蚜成蚜体内 SOD 活性与空白对照组相比显著上升（$P = 0.038$），上升幅度为 14.25%，但与条件对照组相比无显著差异（$P > 0.05$）；且条件对照组与空白对照组相比麦长管蚜成蚜体内 SOD 活性显著上升（$P = 0.017$），上升幅度为 28.83%，说明 SOD 活性上升是前期蚜虫取食的结果，BYDV 对其无影响（图 1：B）。处理组、条件对照组、空白对照组 3 组麦长管蚜成蚜体内 CAT 活性均无显著差异（$P > 0.05$），说明前期蚜虫取食与 BYDV 均对 CAT 活性无影响（图 1：C）。

### 2.2 BYDV 对非介体禾谷缢管蚜体内保护酶活性影响

处理组、条件对照组和空白对照组 3 组禾谷缢管蚜成蚜体内 POD 和 CAT 活性均无显著差异（$P > 0.05$），说明前期蚜虫取食与 BYDV 均不影响 POD 和 CAT 活性（图 2：A 和 C）。取食经 BYDV-GAV 感染的麦二叉蚜 3 龄若蚜为害的小麦植株 7 d 后，禾谷缢管蚜成蚜体内 SOD 活性与空白对照组相比显著下降（$P = 0.03$），下降幅度为 31.60%，但与条件对照组相比无显著差异；且条件对照组与空白对照组相比禾谷缢管蚜成蚜体内 SOD 活性也无显著差异（$P > 0.05$），说明 SOD 活性下降是由 BYDV 和前期蚜虫为害的综合效应引起的（图 2：B）。

### 2.3 BYDV 对介体麦长管蚜体内解毒酶活性影响

取食经 BYDV-GAV 感染的麦二叉蚜 3 龄若蚜为害的小麦植株 7 d 后，麦长管蚜成蚜体内 ACP 活性与空白对照组相比无显著差异（$P > 0.05$），但与条件对照组相比显著下降（$P = 0.043$），下降幅度为

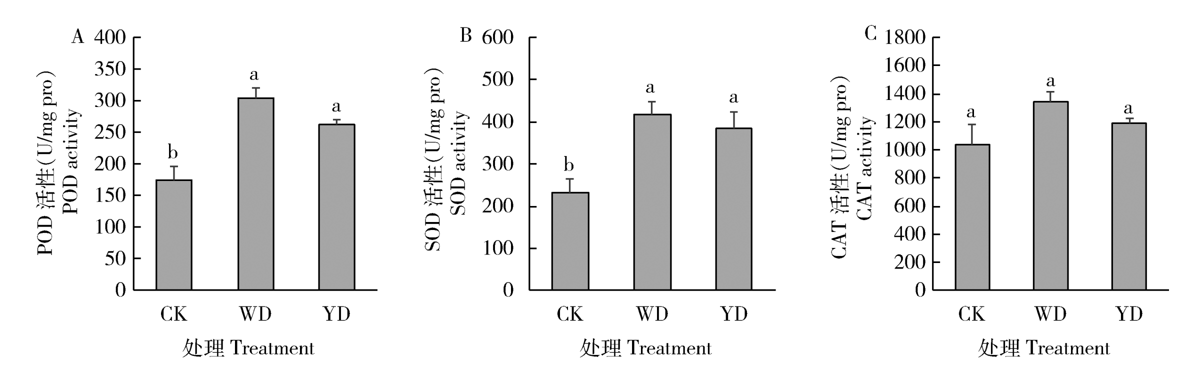



图 1 取食感染 BYDV-GAV 小麦 7 d 后麦长管蚜成蚜体内 POD(A), SOD (B)和 CAT (C)活性变化

Fig. 1 Changes in the activities of POD (A), SOD (B) and CAT (C) in *Sitobion avenae* adults fed on wheat plants infected with BYDV-GAV for 7 d

CK: 空白对照组,蚜虫取食健康小麦植株 Aphids feed on healthy wheat plants as the blank control group; WD: 条件对照组,蚜虫取食前期经无毒麦二叉蚜 3 龄若蚜危害的小麦植株 Aphids fed on wheat plants harmed by the 3rd instar nymphs of avirulent *Schizaphis graminum* as the conditional control group; YD: 处理组,蚜虫取食前期经携带 BYDV-GAV 麦二叉蚜 3 龄若蚜为害 72 h 的小麦植株 Aphids fed on wheat plants infected with BYDV-GAV (transmitted by the 3rd instar nymphs of *S. graminum* infected with BYDV-GAV for 72 h) as the treatment group. 图中数据为均值 ± 标准误。柱上不同小写字母表示用 Tukey 氏法检验差异显著($P < 0.05$)。Data in the figure are mean ± *SE*. Different lowercase letters above bars indicate significant differences by Tukey's test ($P < 0.05$). 下图同 The same for the following figures.

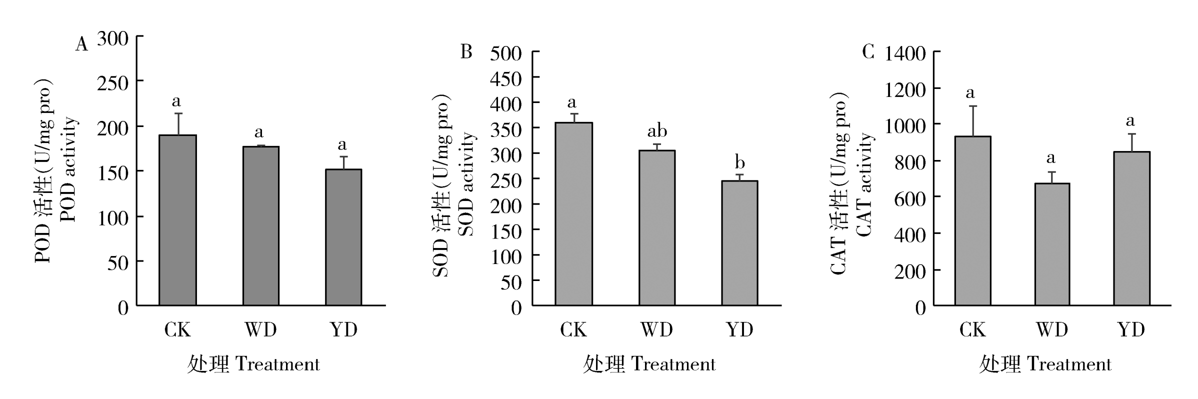



图 2 取食感染 BYDV-GAV 小麦 7 d 后禾谷缢管蚜成蚜体内 POD (A), SOD (B)和 CAT (C)活性变化

Fig. 2 Changes in the activities of POD (A), SOD (B) and CAT (C) in *Rhopalosiphum padi* adults fed on wheat plants infected with BYDV-GAV for 7 d

20.98%;且条件对照组与空白对照组相比显著上升($P = 0.003$),上升幅度为 59.60%,说明前期蚜虫取食提高了麦长管蚜成蚜 ACP 活性,而 BYDV 存在会可以抵消这种影响(图 3: A)。取食经 BYDV-GAV 感染的麦二叉蚜 3 龄若蚜为害的小麦植株 7 d 后,麦长管蚜成蚜体内 AKP 活性与空白对照组相比显著上升($P = 0.009$),上升幅度为 98.37%,但与条件对照组相比无显著差异($P > 0.05$);且条件对照组与空白对照组相比麦长管蚜成蚜体内 AKP 活性显著上升($P = 0.014$),上升幅度为 28.83%,说明 AKP 活性上升是前期蚜虫取食的结果,而与 BYDV 无关(如图 3: B)。处理组、条件对照组、空白对照组 3 组麦长管蚜成蚜体内 AchE 活性均无显著差异($P > 0.05$),说明前期蚜虫取食与 BYDV 均对 AchE 活性无影响(图 3: C)。

## 2.4 BYDV 对非介体禾谷缢管蚜体内解毒酶活性影响

取食经 BYDV-GAV 感染的麦二叉蚜 3 龄若蚜为害的小麦植株 7 d 后,禾谷缢管蚜成蚜体内 ACP 活性与空白对照组相比显著上升($P = 0.005$),上升幅度为 886.12%,与条件对照组相比也显著上升($P = 0.005$),幅度为 29.20%;且条件对照组与空白对照组相比禾谷缢管蚜成蚜体内 ACP 活性也显著上升($P = 0.000$),上升幅度为 663.22%,说明 BYDV 及前期蚜虫取食都能使禾谷缢管蚜成蚜体内 ACP 活性上升,且二者共同作用效果更明显(图 4: A)。处理组禾谷缢管蚜体内 AKP 活性与空白对照组相比显著下降($P = 0.008$),下降幅度为 54.95%,但与条件对照组相比无显著差异($P > 0.05$);且条件对照组与空白对照组相比禾谷缢管蚜成蚜体内

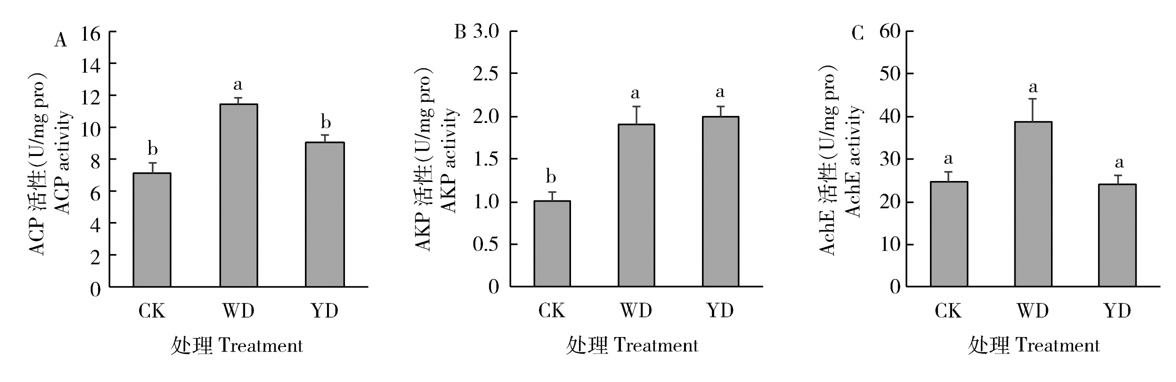



图 3　取食感染 BYDV-GAV 小麦 7 d 后麦长管蚜成蚜体内 ACP (A), AKP (B)和 AchE (C)活性变化

Fig. 3　Changes in the activities of ACP (A), AKP (B) and AchE (C) in *Sitobion avenae* adults fed on wheat plants infected with BYDV-GAV for 7 d

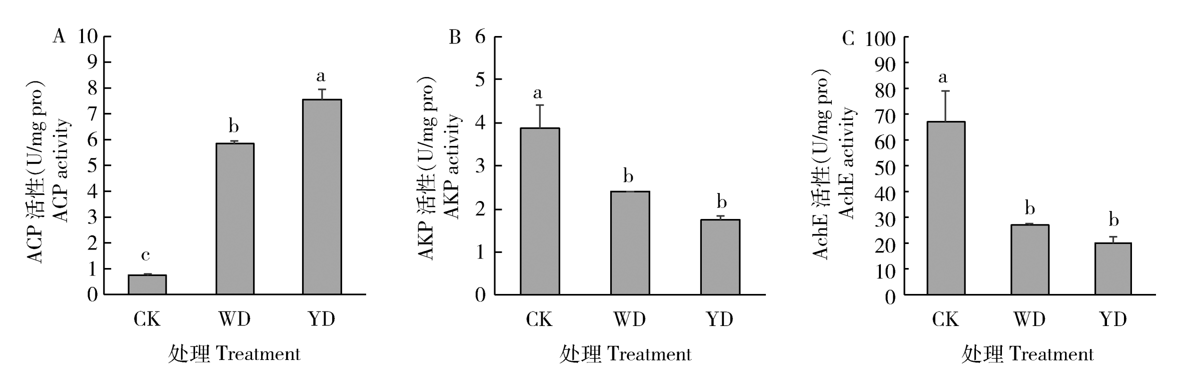



图 4　取食感染 BYDV-GAV 小麦 7 d 后禾谷缢管蚜成蚜体内 ACP (A), AKP (B)和 AchE (C)活性变化

Fig. 4　Changes in the activities of ACP (A), AKP (B) and AchE (C) in *Rhopalosiphum padi* adults fed on wheat plants infected with BYDV-GAV for 7 d

AKP 活性也显著下降($P$ = 0.04),下降幅度为 37.86%,说明禾谷缢管蚜成蚜体内 AKP 活性下降是由前期蚜虫取食引起,与 BYDV 无关(图 4: B)。处理组禾谷缢管蚜成蚜体内 AchE 活性与空白对照组相比显著下降($P$ = 0.019),下降幅度为 70.04%,但与条件对照组相比无显著差异($P$ > 0.05);且条件对照组与空白对照组相比禾谷缢管蚜成蚜体内 AchE 活性也显著下降($P$ = 0.09),下降幅度为 59.56%,说明禾谷缢管蚜成蚜体内 AchE 活性下降是由前期蚜虫取食引起,与 BYDV 无关(图 4: C)。

## 3　讨论

保护酶 SOD 可以将超氧阴离子自由基($O_2^-$)快速歧化,从而降低氧化自由基的水平,保护酶 CAT 和 POD 又可将歧化的产物继续分解(李宁等, 2016)。解毒酶能够通过各种酶促反应及共轭反应代谢大量的外源毒素,维持体内正常生理平衡(马燕, 2010; Board and Menon, 2013)。昆虫体内解毒酶和保护酶活性的降低可使得昆虫减少能量消耗,从而增加其适合度。而昆虫体内保护酶活性增加有利于其抵抗体内活性氧的增加,而解毒酶活性增加,可在昆虫适应逆境中发挥重要作用(Luan *et al.*, 2013)。

在室内或田间为获得感染 BYDV-GAV 的植物,不可避免地要通过前期带毒蚜虫取食小麦来进行传毒处理。本研究前期采用携带 BYDV-GAV 的麦二叉蚜 3 龄若蚜取食小麦的方法使得小麦成功感染 BYDV-GAV 病毒(处理组)。为了厘清是前期蚜虫(麦二叉蚜)取食还是植物病毒本身对小麦的影响引起了后期供试蚜虫体内生理生化反应,本研究除空白对照组外,增设一个前期经与处理组来源于同一单克隆系的无毒麦二叉蚜 3 龄若蚜取食的小麦作为条件对照组。由于处理组和条件对照组的前期蚜虫除有无病毒外,其他条件完全一致,因此它们之间的差异能反映出植物病毒对后期供试蚜虫的影响。本研究结果表明,介体麦长管蚜成蚜取食感染 BYDV 的小麦后,其体内的重要保护酶 SOD 和 POD 活性及重要解毒酶 AKP 活性均显著上升。但通过与条件对照组相比较,本研究进一步得出上述酶活

性的变化是由于前期蚜虫取食所造成的,而与 BYDV-GAV 无关,说明植物病毒对介体蚜虫体内重要保护酶和解毒酶活性无显著影响。陈晨等(2016)虽然发现介体白背飞虱取食感染南方水稻黑条矮缩病毒(southern rice black streaked dwarf virus, SRBSV)的水稻后其体内保护酶和解毒酶活性发生显著变化,但由于其前期未设置条件对照组,因此植物病毒是否对介体昆虫体内重要酶活性产生影响影响仍需要进一步的验证。

与介体麦长管蚜体内重要保护酶和解毒酶活性显著上升的趋势不同,非介体禾谷缢管蚜取食感染 BYDV-GAV 的小麦后,其体内的保护酶 SOD 及解毒酶 AKP 和 AchE 活性显著下降,解毒酶 ACP 活性显著上升。通过与条件对照组相比较,本研究进一步得出保护酶 SOD 活性上升是由于 BYDV-GAV 和前期蚜虫取食的综合效应引起的,解毒酶 AKP 和 AchE 活性下降是由于前期蚜虫取食所造成的,与 BYDV-GAV 无关,而前期蚜虫取食和 BYDV-GAV 均能引起非介体禾谷缢管蚜体内解毒酶 ACP 活性上升。该结果显示 BYDV-GAV 能引起非介体禾谷缢管蚜体内 SOD 和 ACP 活性的上升。说明植物病毒能使非介体蚜虫体内氧化自由基及外源毒素均增多,导致有害物质 $H_2O_2$ 释放量增加,诱导自身保护酶活性增高,使其能抵御带毒植物带来的影响。

本研究还显示,前期蚜虫取食小麦后,后续取食的麦长管蚜体内 POD, SOD, ACP 和 AKP 活性显著上升,而后续取食的禾谷缢管蚜体内 ACP 酶活性显著上升,而 AKP 和 AchE 活性显著下降。说明前期被蚜虫取食过的小麦对后续不同种类蚜虫体内酶活性的影响具有特异性,需要进一步研究其原因。李军和赵惠燕(2007)研究发现前期蚜虫取食小麦后对后续蚜虫的生长发育与繁殖有促进或抑制作用。本文可从另一个方面证明前期蚜虫取食会对后续蚜虫体内生化过程产生重要的影响。

在长期进化过程中,植物病毒-介体昆虫-寄主植物三者间形成了复杂的互作关系,介体昆虫对植物病毒的适应性机制也非常复杂,本文只是简单分析了介体与非介体昆虫取食感染病毒后酶活性变化,具体互作机理仍不明确,产生差异的原因仍不清楚,因此,仍需要进一步分析其基因表达量,并利用转录组学、RNA 干扰以及蛋白组学等方法深入研究,以明确介体与非介体昆虫对植物病毒更深层的基因适应机制。

## 参考文献(References)


Alvarez A, Garzo E, Verbeek M, Vosman B, Dicke M, Tjallingii WF, 2007. Infection of potato plants with *Potato leaf roll virus* changes attraction and feeding behavior of *Myzus persicae*. *Entomol. Exp. Appl.*, 125: 135 – 144.

Araya JE, Foster JE, 1987. Laboratory study on the effects of *Barley yellow dwarf virus* on the life cycle of *Rhopalosiphum padi* (L). *Z. Pflabzendr. Pflanzenschufz*, 94(6): 578 – 583.

Board PG, Menon D, 2013. Glutathione transferases, regulators of cellular metabolism and physiology. *Biochim. Biophys. Acta*, 1830 (5): 3267 – 3288.

Cao Z, Wang JN, Zhang YJ, Wu QJ, Xie W, Wang SL, 2015. Effects of feeding on TYLCV-infected tomato on detoxification enzyme and protective enzymes of *Bemisia tabaci* (Gennadius). *Plant Prot.*, 41 (6): 103 – 108, 112. [曹增, 王金娜, 张友军, 吴青君, 谢文, 王少丽, 2015. 烟粉虱取食感染 TYLCV 番茄对其解毒酶和保护酶活性的影响. 植物保护, 41(6): 103 – 108, 112]

Chen C, Jiang DC, Yang H, Jin DC, 2016. Effects of *Southern rice black streaked dwarf virus* on defense enzymes in brown planthopper and white-blacked planthopper. *J. Environ. Entomol.*, 38 (1): 113 – 118. [陈晨, 蒋德春, 杨洪, 金道超, 2016. 南方水稻黑条矮缩病对褐飞虱和白背飞虱体内三种保护酶活性的影响. 环境昆虫学报, 38(1): 113 – 118]

He XC, Xu HX, Zheng XS, Yang YJ, Gao GC, Pan JH, Lu Q, Lu ZX, 2011. Effects of *Rice black streaked dwarf virus* on ecological fitness of non-vector planthopper, *Sogatella furcifera*. *Chin. J. Rice Sci.*, 25(6): 654 – 658. [何晓婵, 徐红星, 郑许松, 杨亚军, 高广春, 潘建红, 陆强, 吕仲贤, 2011. 水稻黑条矮缩病毒对非介体稻飞虱——白背飞虱适应性的影响. 中国水稻科学, 25(6): 654 – 658]

He XC, Xu HX, Zheng XS, Yang YJ, Gao GC, Pan JH, Lu ZX, 2012. Ecological fitness of non-vector planthopper *Sogatella furcifera* on rice plants infected with *Rice black streaked dwarf virus*. *Rice Sci.*, 19(4): 335 – 338.

Hu ZQ, Zhao HY, Thieme T, 2013. Modification of non-vector aphid feeding behavior on virus-infected host plant. *J. Insect Sci.*, 13: 28.

Jiménez-Martínez ES, Bosque-Pérez NA, 2009. Life history of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi*, on transgenic and non-transformed wheat challenged with *Wheat streak mosaic virus*. *Entomol. Exp. Appl.*, 133(1): 19 – 26.

Li J, Zhao HY, 2007. Effect of resistant wheat attacked by previous aphids on biological characteristics of subsequent aphids. *Acta Entomol. Sin.*, 50(2): 197 – 201. [李军, 赵惠燕, 2007. 两种麦蚜取食诱导小麦抗性品种后对后来取食蚜生物学特性的影响. 昆虫学报, 50(2): 197 – 201]

Li N, Zhang SZ, Liu TX, 2016. Effects of elevated $CO_2$ concentration and temperature on protective enzymes and detoxification enzymes of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *J. Plant Prot.*, 43(1): 99 – 104. [李宁, 张世泽, 刘同先, 2016. 二氧化碳浓度和温度升高对烟粉虱重要保护酶和解毒酶活性的影响. 植物保护学

报, 43(1): 99 –104]

Li ZZ, Shen HJ, Jiang QH, Ji BZ, 1994. Study on the activity of protective enzyme system in several insects. *Acta Entomol. Sin.*, 37(4): 399 –403. [李周直, 沈惠娟, 蒋巧很, 嵇保中, 1994. 几种昆虫体内保护酶系统活力的研究. 昆虫学报, 37(4): 399 – 403]

Liu SQ, 2008. Specific Detection of Barley Yellow Dwarf Viruses and Population Genetic Variation of BYDV-PAV Species. MSc Thesis, Hunan Agricultural University, Changsha. [刘双清, 2008. 大麦黄矮病毒三种株系的特异性检测及 PAV 株系的群体遗传变异. 长沙: 湖南农业大学硕士学位论文]

Lozinskaya YL, Slepneva IA, Khramtsov VV, Glupov VV, 2004. Changes of the antioxidant status and system of generation of free radicals in hemolymph of *Galleria mellonella* larvae at microsporidiosis. *J. Evol. Biochem. Physiol.*, 40(2): 119 –125.

Luan JB, Wang YL, Wang J, Wang XW, Liu SS, 2013. Detoxification activity and energy cost is attenuated in whiteflies feeding on *Tomato yellow leaf curl China virus*-infected tobacco plants. *Insect Mol. Biol.*, 22(5): 597 –607.

Ma Y, 2010. Effects of Metabolic and Protective Enzymes of Cantharidin on *Mythimna separata*. MSc Thesis, Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry. Yangling, Shaanxi. [马燕, 2010. 斑蝥素对粘虫代谢酶系及保护酶系的影响. 陕西杨凌: 西北农林科技大学硕士学位论文]

Quiroz CR, Lister M, ArayaJ E, Foster JE, 1991. Effects of symptom variants derived from the NY-MAV isolate of *Barley yellow dwarf virus* on the life cycle of the English grain aphid (Homoptera: Aphididae) and on yield components in wheat and oats. *J. Econ. Entomol.*, 84(6): 1920 –1925.

Wang MQ, Yu SQ, Zhu FC, Wei RW, 1984. Epidemiology of *Barley yellow dwarf* and its ecological control in Hexi region, Gansu Province, China. *Sci. Agr. Sin.*, 17(3): 65 –70. [王鸣岐, 于善谦, 朱福成, 卫润屋, 1984. 大麦黄矮病在甘肃河西地区的流行与生态防治. 中国农业科学, 17(3): 65 –70]

Wang XF, Zhou GH, 2003. Determination of virus-associated proteins in *Barley yellow dwarf* vector *Schizaphis graminum* and *Sitobion avenae*. *Chin. Sci. Bull.*, 48(15): 1671 –1675. [王锡锋, 周广和, 2003. 大麦黄矮病毒介体麦二叉蚜和麦长管蚜体内传毒相关蛋白的确定. 科学通报, 48(15): 1671 –1675]

Xu HX, He XC, Zheng XS, Yang YJ, Lu ZX, 2014. Influence of *Rice black streaked dwarf virus* on the ecological fitness of non-vector planthopper *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae). *Insect Sci.*, 21(4): 507 –514.

Zhou GH, Zhang SX, Qian YT, 1987. Identification and application of four strains of *Wheat yellow dwarf virus*. *Sci. Agr. Sin.*, 20(4): 7 –12. [周广和, 张淑香, 钱幼亭, 1987. 小麦黄矮病毒 4 种株系鉴定与应用. 中国农业科学, 20(4): 7 –12]

（责任编辑：赵利辉）